Diversidad genética, origen y conservación de las especies esclerófilas del género *Quercus* en las Islas Baleares

Unai LÓPEZ-DE-HEREDIA, Pilar JIMÉNEZ, Pedro DÍAZ-FERNÁNDEZ y Luis GIL

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA NATURAL DE LES BALEARS

López-de-Heredia, U., Jiménez, P., Díaz-Fernández, P. y Gil, L. 2005. Diversidad genética, origen y conservación de las especies esclerófilas del género *Quercus* en las Islas Baleares. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 48: 43-60. ISSN 0212-260X. Palma de Mallorca.

El estudio de la distribución de las especies esclerófilas del género *Quercus* (*Q. ilex* L. –encina-, *Q. coccifera* L. –coscoja- y *Q. suber* L. –alcornoque-) de las Islas Baleares, y el uso de marcadores moleculares de ADN de cloroplasto han permitido discutir el origen de sus poblaciones y sus afinidades con las de otras regiones del contorno circunmediterráneo. La singularidad de algunos haplotipos ha propiciado la identificación de las áreas y poblaciones de mayor interés para la aplicación de estrategias de conservación de los recursos forestales. Las Islas Baleares se han mostrado como un reservorio de diversidad genética, con presencia de elementos de filiación ibérica y tirrénica. Las prioridades en materia de conservación deben ir orientadas al mantenimiento de las poblaciones singulares fragmentadas o de reducido tamaño efectivo poblacional.
Palabras clave: *Diversidad, PCR-RFLPs, filogeografía, haplotipos, conservación.*

GENETIC DIVERSITY, ORIGIN AND CONSERVATION OF THE SCLEROPHYLLOUS SPECIES OF GENUS *Quercus* IN THE BALEARIC ISLANDS. The study of the distribution of evergreen *Quercus* species (*Q. ilex* L. –holm oak-, *Q. coccifera* L. –kermes oak- and *Q. suber* L. –cork oak-) from the Balearic Islands and the using of chloroplast DNA molecular markers have allow the discussion about the origin of their populations and their affinities with those from other surrounding regions. The singularity of some haplotipos has favoured the identification of the areas and populations of greater interest for the application of strategies of conservation of the forest resources. The Balearic Islands are a reservoir of genetic diversity, containing Tyrrhenian and Iberian elements. Priorities for conservation should be focused on the maintenance of the peculiar populations that are fragmented or that show a low effective population size.
Keywords: *Diversity, PCR-RFLPs, phylogeography, haplotypes, conservation.*

DIVERSITAT GENÈTICA, ORIGEN I CONSERVACIÓ DE LES ESPÈCIES ESCLERÒFILES DEL GÈNERE *Quercus* DE LES ILLES BALEARS. L'estudi de la distribució de les espècies escleròfiles del gènere *Quercus* (*Q. ilex* L. -alzina-, *Q. coccifera* L. -coscoll- i *Q. suber* L. -surera-) de les Illes Balears i l'ús de marcadors moleculars d'ADN de cloroplast han permès discutir l'origen de les seves poblacions i les afinitats amb les d'altres regions del contorn circummediterrani. La singularitat d'alguns haplotipus facilita la identificació de les àrees i poblacions de major interès per l'aplicació d'estratègies de conservació genètica dels recursos forestals. Les Illes Balears s'han mostrat com un reservori de diversitat genètica, amb presència d'elements de filiació ibèrica i tirrènica. Les prioritats en matèria de conservació deuen anar orientades al manteniment de les poblacions singulars fragmentades o de superfície efectiva poblacional reduïda.
Paraules clau: *Diversitat, PCR-RFLPs, filogeografia, haplotips, conservació.*

Unai LÓPEZ-DE-HEREDIA, Pilar JIMÉNEZ, Pedro DÍAZ-FERNÁNDEZ y Luis GIL
Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética. ETSI Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040. Madrid, Spain.
CIFOR-INIA. Ctra. de La Coruña km 7,5. 28040. Madrid, Spain.
Dirección actual: Facultad de CC y Artes. UCAVILA. C/ Canteros s/n. 05005. Ávila, Spain. Correspondencia: Luis Gil. e-mail: lgil@montes.upm.es

Recepció del manuscrit: 7-feb-05; revisió acceptada: 1-set-05.

Introducción

En la última década se ha realizado la caracterización de las principales especies forestales españolas en el marco del desarrollo de estrategias de gestión sostenible y de conservación de la biodiversidad. La definición de las regiones de procedencia (Martín *et al.*, 1998) pretendían revisar el estado del conocimiento respecto al papel histórico, el uso, la descripción de las masas y la variabilidad existente dentro del área de distribución de las especies consideradas y se ha continuado con una serie de trabajos en aspectos de su biología, para avanzar en el conocimiento de sus patrones de variación y su capacidad de respuesta a los cambios ambientales, desde una perspectiva histórica.

La delimitación de las regiones de procedencias constituye la base de la mejora y conservación de las especies en un esquema de gestión forestal, al permitir la subdivisión en poblaciones que se pueden caracterizar según las necesidades de actuación. Una de las áreas consideradas relevantes la constituye el archipiélago balear (Gil *et al.*, 2003; López de Heredia *et al.*, 2005). Las Islas Baleares, enmarcadas en la cuenca mediterránea occidental, constituyen uno de los puntos calientes de biodiversidad vegetal del planeta (Mèdail y Quèzel, 1999; Myers *et al.*, 2000). El carácter de islas continentales ha propiciado la presencia de numerosos endemismos de origen diverso. Así, las especies endémicas presentes en las Islas Baleares son una mezcla de taxones de filiación tirrénica, bético-rifeña, y catalano-provenzal (Contandriopoulos y Cardona, 1984). El estudio de estas especies ha sido abordado desde perspectivas biogeográficas, históricas, evolutivas o de conservación (Contandriopoulos y Cardona, 1984; Affre *et al.*, 1997; Torres *et al.*, 2001; Roselló *et al.*, 2002); sin embargo, los taxones baleáricos con representación en zonas continentales o de distribución más amplia apenas han recibido atención, y se ha obviado su singularidad e importancia en los ecosistemas baleares. En concreto, las especies arbóreas son los vegetales que han alcanzado un mayor grado de control sobre el ambiente y tienen un papel dominante en la parte terrestre de la biosfera, siendo la base sobre la que se sustentan el resto de componentes de los ecosistemas forestales (Terradas, 2001). Así, es necesario redoblar los esfuerzos para su conservación, dado que el espacio arbolado se ha reducido sensiblemente como resultado de la interacción del hombre con el medio, algo evidente en las Islas Baleares (Gil *et al.*, 2003).

Un ejemplo de estas especies es el complejo de los *Quercus* esclerófilos. El alcornoque -*Q. suber* L.- (subgen. *Cerris* (Spach) Örsted), la encina -*Quercus ilex* L.- y la coscoja -*Quercus coccifera* L.- (subgen. *Sclerophyllodrys* O. Schwarz), son las especies frondosas de mayor distribución en el Mediterráneo Occidental y, junto con el acebuche (*Olea europaea*) y el pino carrasco (*Pinus halepensis*), definen los bosques baleáricos.

Dado que las tres especies presentan requerimientos ecológicos diferentes, su distribución no es homogénea en las islas. La coscoja aparece ampliamente distribuida en Eivissa y es rara en Mallorca (Guerau y Torres, 1981; Sáez *et al.*, 1997). Las principales masas ibicencas se sitúan en los torrentes de Cala Jondal y s'Aigo al suroeste, en las elevaciones de la Serra de Murta

en el noroeste, en el Barranc de Buscastell cerca de San Mateo y en Es Canar, al este de la isla. En Mallorca, donde la especie ha llegado a ser considerada como muy rara (Bolòs y Vigo, 1990), se encuentran sin embargo algunas masas relativamente extensas en el sector occidental (entre Andratx y la sierra de Na Burguesa) y en la mitad meridional del Pla de Mallorca (Marratxí, Llucmajor, Felanitx, etc.) (Sáez *et al.*, 1997).

La mayor presencia del alcornoque consiste en un centenar de ejemplares solitarios o agrupados en pequeños rodales en la zona silícea de Menorca como los de Algarrovet, Alfavaret, Binimoti, Binillubet, Es Puig Mal, Llinaritx Nou y Sant Isidre (Montserrat, 1972; Sáez *et al.*, 1997). Su presencia en Mallorca es testimonial, en zonas presumiblemente descarbonatadas como Sant Jordi (Sáez *et al.*, 1997), Son Puig y Puigpunyent (Bonner, 1977), Sa Campaneta y Canyamel (Gil *et al.*, 2003), entre otras. El paupérrimo estado de los alcornocales propicia que sea frecuente encontrar ejemplares muertos, como en Son Gal y Binicalsitx (C. Orellana, com. personal). La escasez del alcornoque en las Baleares, ha sido un argumento utilizado a menudo para explicar su existencia en la isla por introducción humana (Bonner, 1977), aunque ya se encontraran restos de corcho en necrópolis antiguas (Montserrat, 1972), la situación actual refleja el final de una larga trayectoria de deforestación de las islas. El carácter relíctico del alcornoque en Mallorca, como el de la encina en Ibiza, ha sido posible por la longevidad y plasticidad de estas especies rebrotadoras.

La encina habita en las tres islas principales y es la tercera especie forestal balear en cuanto a superficie (IFN-3, 2003). Las Baleares albergan a las dos subespecies reconocidas, *Q. ilex* subsp. *ilex* y *Q. ilex* subsp. *ballota*, aunque hay discrepancias en cuanto a su distribución según los criterios de los distintos autores (Franco, 1990; Rivas-Martínez *et al.*, 1992; López González, 2002). La presencia de la encina de bellota dulce (*Q. ilex* subsp. *ballota*) frente a la encina de bellota amarga (*Q. ilex* subsp. *ilex*), se asocia al cultivo y selección de la primera, incluso con la realización de injertos (Ximenez de Embún, 1946). Los más extensos encinares de las Baleares se localizan en Mallorca, en las laderas de la Serra de Tramuntana, mientras que en las zonas bajas de la isla y de suelos más profundos, la acción humana ha reducido su presencia a pequeños rodales dispersos en el seno de pinares, garrigas y cultivos. En Eivissa, donde aparece de forma más puntual y dispersa en zonas de pluviometría más elevada como Ses Roques Altes, Santa Gertrudis y Cala d'Aubarca (Guerau y Torres, 1981) su carácter espontáneo ha sido cuestionado (Bonner, 1977; Ruiz de la Torre, 1995). No obstante, su presencia en cantiles rocosos también permite justificar que estas masas serían los restos de un encinar antiguo que viviría asociado a las condiciones más húmedas de los suelos de fondos de valle (Rivas-Martínez y Costa, 1987; Rivas-Martínez *et al.*, 1992; López González, 2002).

En las dos últimas décadas el desarrollo de las técnicas de análisis molecular ha permitido su utilización para la caracterización de materiales forestales de reproducción y el conocimiento de los patrones de variación geográfica de las especies, lo que facilita el desarrollo de estrategias de conservación. Al utilizarse marcadores de ADN neutrales, y por tanto, independientes del ambiente, se evita el principal inconveniente de los caracteres morfológicos, influenciados por el medio.

Uno de los marcadores moleculares de mayor difusión en los últimos tiempos de cara al estudio de la estructuración espacial de la diversidad en especies forestales, ha sido el análisis de ADN de cloroplasto, debido a las ventajas que presenta. En primer lugar, es ADN haploide, no sujeto a recombinación, y que se hereda de forma uniparental (paterna en gimnospermas y materna en angiospermas). Por otro lado, la tasa de mutación que presenta es reducida, de modo que se pueden interpretar sus patrones de variación con una perspectiva temporal amplia. Así, mediante el estudio de ADN de cloroplasto se han obtenido durante la última década los patrones de variación de la mayor parte de las especies arbóreas europeas (Ferris *et al.*, 1993; Petit *et al.*, 2002; Palmé *et al.*, 2004; Lumaret *et al.*, 2002).

Concretamente, el análisis del ADN de cloroplasto en una amplia muestra de alcornoques, encinas y coscojas (Jiménez *et al.*, 2004), muestra un complejo patrón de variación en el Mediterráneo Occidental, con tres linajes (*suber*, *ilex-coccifera I* e *ilex-coccifera II*) que no se corresponden por completo con cada una de las especies y que muestran distintos niveles de diversidad genética. De hecho, el linaje central *ilex-coccifera I* muestra 70 haplotipos distribuidos en las tres especies, mientras que el linaje *suber* sólo está presente en alcornoques (4 haplotipos) y el linaje *ilex-coccifera II* (7 haplotipos) únicamente aparece en encina y coscoja. Este patrón de diversidad genética se explica por el efecto de las características ecológicas y reproductivas de las especies.

Hay que destacar que la amplitud ecológica de la encina permite la existencia de áreas mixtas, con alcornoque o con coscoja, que propician el flujo genético entre especies. Al igual que en el resto de especies del género *Quercus*, los robles esclerófilos muestran relaciones filogenéticas complejas, fruto de la ausencia de barreras reproductivas claras, que propician eventos de hibridación o introgresión entre ellas (Stebbins, 1950; Burger, 1975; Grant, 1981; Whittemore y Schaal, 1991; Petit *et al.*, 1997). La introgresión se define como la infiltración del genoma de una especie en otra a partir de procesos de hibridación y posterior retrocruzamiento con una de las especies parentales (Anderson, 1953). De hecho, la introgresión parece jugar un papel importante en la distribución de la diversidad genética de las especies esclerófilas de *Quercus* (Toumi y Lumaret, 1998; Belahbib *et al.*, 2001; Jiménez *et al.*, 2004).

En el presente artículo se presentan y discuten los resultados relativos a las Islas Baleares referentes al estudio del ADN de cloroplasto en los *Quercus* esclerófilos del Mediterráneo occidental (López de Heredia et al, 2005), haciendo hincapié en la estructuración geográfica de la diversidad y de las relaciones filogeográficas con las masas de su entorno. La descripción de la singularidad genética de encinares, alcornocales y coscojares debe servir como punto de partida para la definición de áreas de especial interés para la conservación local de los recursos genéticos en las Islas Baleares, no bien comprendida cuando se refiere a especies de área extensa como los árboles forestales, pues su capacidad para adaptarse al cambio subyace en la presencia de una variabilidad intrapoblacional antigua y elevada

Material y métodos

a) Distribución de las especies en las Baleares

En primer lugar, se llevó a cabo una fase de revisión de masas y pies aislados en colaboración con los Servicios Forestales del Govern Balear. La Tabla 1 muestra las coordenadas y composición de las principales manifestaciones de encina, alcornoque y coscoja en las Islas Baleares. En estas masas se efectuó la recogida de ramillos con hojas adultas para la posterior extracción y análisis de ADN del cloroplasto. Se recogieron ramillos con hojas adultas en un total de 214 encinas (6 poblaciones, 59 individuos en Menorca; 14 poblaciones, 138 individuos en Mallorca; 2 poblaciones, 17 individuos en Eivissa), 78 alcornoques (6 poblaciones, 58 individuos en Menorca; 3 poblaciones, 20 individuos en Mallorca) y 66 coscojas (4 poblaciones, 41 individuos en Eivissa; 3 poblaciones, 25 individuos en Mallorca).

Dado que en el caso de la encina están reconocidas las subespecies *Q. ilex* subsp. *ilex* y *Q. ilex* subsp. *ballota*, se estudió la pertenencia de los 214 individuos analizados a una u otra subespecie. El material vegetal para la determinación fueron hojas adultas tomadas de la mitad del ramillo. La discriminación entre ambas se realizó de forma individual en cada árbol estudiado. La identificación de la subespecie de encina se basa en los caracteres descritos en los trabajos de Vicioso (1950), Schwarz (1964), López González (1982) y Franco (1990). A partir de estas obras obtuvimos la siguiente relación de caracteres diferenciadores: 1) *Quercus ilex* subsp. *ilex*: Peciolo de 6 a 15 mm. Hojas lanceoladas u oblongo-lanceoladas. Margen aserrado espinoso. Haz verde oscuro, envés gris tomentoso. De 7 a 14 pares de nervios secundarios, en

Isla	Cód	Población	Longitud	Latitud	Especie	H (N)
Eivissa	1	Cala Jondal	01 18 49 E	38 52 25 N	*Q. coccifera*	75(9)
	2	Es Canar	01 34 49 E	39 00 33 N	*Q. coccifera*	75(10)
	3	Ses Roques Altes	01 15 02 E	38 54 13 N	*Q. ilex*	70(6)
					Q. coccifera	70(12)
	4	Sta. Gertrudis	01 25 02 E	39 00 22 N	*Q. ilex*	58(2), 59(2), 69(2), 70(5)
					Q. coccifera	75(10)
Mallorca	5	Aumaullutx	02 48 50 E	39 48 06 N	*Q. ilex*	70(10)
	6	Binifaldó	02 54 16 E	39 50 22 N	*Q. ilex*	70(10)
	7	Comuna de Biniamar	02 51 41 E	39 44 16 N	*Q. ilex*	39(1), 40(1), 70(8)
	8	Costix	02 57 37 E	39 39 52 N	*Q. ilex*	39(6), 70(5)
	9	Ermita de Valldemosa	02 36 43 E	39 43 59 N	*Q. ilex*	58(9), 62(1)
	10	Felanitx	03 10 39 E	39 28 30 N	*Q. ilex*	39(3), 58(3), 63(1), 70(3)
	11	Formentor	03 07 58 E	39 55 55 N	*Q. ilex*	58(10)
	12	Puig des Coscolls	03 20 50 E	39 42 59 N	*Q. ilex*	58(8)
					Q. coccifera	58(6)
	13	Puigpunyent	02 32 28 E	39 37 32 N	*Q. suber*	65(1)
	14	Sa Campaneta	02 30 50 E	39 39 33 N	*Q. ilex*	70(11)
					Q. suber	65(2)
	15	Sa Coveta negra	02 53 25 E	39 47 36 N	*Q. ilex*	70(10)
	16	Sant Jordi	03 23 52 E	39 39 33 N	*Q. ilex*	58(6), 70(3)
					Q. suber	56(3), 58(10), 59(4)
	17	Son Frigola	02 57 05 E	39 29 30 N	*Q. coccifera*	75(9)
	18	Son Fullona	02 57 04 E	39 29 31 N	*Q. ilex*	39(2), 58(1), 70(6)
	19	Son Massip	02 50 39 E	39 50 02 N	*Q. ilex*	70(10)
	20	Son Vida	02 35 40 E	39 35 43 N	*Q. ilex*	39(5), 70(5)
					Q. coccifera	70(10)
Menorca	21	Alcaufar	04 17 31 E	39 50 15 N	*Q. ilex*	56(5), 57(2), 58(3)
	22	Alfavaret	04 14 12 E	39 54 06 N	*Q. suber*	2(7)
	23	Alfuri	03 58 27 E	40 02 17 N	*Q. ilex*	70(6), 71(4)
	24	Algarrovet	04 15 02 E	39 55 19 N	*Q. ilex*	58(8), 60(1), 61(1)
					Q. suber	1(12)
	25	Binifabini	04 11 05 E	39 59 45 N	*Q. ilex*	56(8), 58(2)
	26	Binillubet	04 06 18 E	39 57 42 N	*Q. suber*	66(3)
	27	Cala Galdana	03 57 30 E	39 56 28 N	*Q. ilex*	58(8), 60(1)
	28	Llinaritx Nou	04 04 06 E	39 59 57 N	*Q. ilex*	56(9), 70(1)
					Q. suber	66(15)
	29	Puig Mal	04 05 04 E	39 58 31 N	*Q. suber*	66(16)
	30	San Isidre	04 14 47 E	39 54 35 N	*Q. suber*	1(5)

Tabla 1. Coordenadas (Longitud y Latitud), haplotipos (H) y número de individuos analizados por especie y población (N) en cada isla. A cada población se le ha asignado un código (1-30).
Table 1. *Coordinates (Length and Latitude), haplotypes (H) and analysed number of individuals by species and population (N) in each island. A code (1-30) was assigned to each population.*

ángulo agudo con el principal. Estípulas gruesas y pelosas. 2) *Quercus ilex* subsp. *ballota*: Peciolo de 1 a 5 mm. Hojas anchamente ovales o redondeadas, desde orbiculares, suborbiculares a elípticas. Margen dentado espinoso. Haz peloso de color verde glauco grisáceo. De 5 a 8 pares de nervios secundarios, nerviación más abierta que en la subespecie anterior de cerca de 60°. Estípulas membranáceas y lampiñas. 3) Intermedios: se clasificaron en esta categoría los individuos que mostraron caracteres de los dos tipos antes mencionados.

b) Análisis del ADN de cloroplasto

El análisis de ADN del cloroplasto se ha llevado a cabo mediante la técnica de PCR-RFLPs. La técnica se basa en la amplificación mediante PCR de un fragmento de ADN y su

Cód	DT-Taq			CD-Taq					AS-Hinf						SR-Hinf					TF-Hinf				QI	QC	QS
H1	4	1	2	4	2	3	0	3	3	2	1	1	2	2	2	2	3	9	3	1	3	4	9	0	0	0,218
H2	4	1	2	3	2	3	0	3	4	2	1	1	2	2	2	2	3	9	4	1	3	4	9	0	0	0,090
H39	2	3	2	2	2	1	1	2	2	2	2	3	4	2	1	1	3	2	1	3	1	2	9	0,079	0	0
H40	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**1**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**3**	**3**	**2**	**1**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**2**	**9**	**0,005**	**0**	**0**
H56	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,103**	**0**	**0,038**
H57	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,009**	**0**	**0**
H58	3	5	2	2	2	1	2	2	2	2	1	3	4	2	2	2	3	2	1	3	1	1	9	0,280	0,091	0,128
H59	**3**	**5**	**2**	**2**	**2**	**1**	**1**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,009**	**0**	**0,051**
H60	**3**	**5**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,009**	**0**	**0**
H61	**3**	**5**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,005**	**0**	**0**
H62	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,005**	**0**	**0**
H63	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**2**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,005**	**0**	**0**
H65	**3**	**5**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**2**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0**	**0**	**0,038**
H66	3	5	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	4	2	2	2	3	2	1	3	1	1	9	0	0	0,436
H69	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**1**	**2**	**2**	**3**	**4**	**2**	**2**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**2**	**9**	**0,009**	**0**	**0**
H70	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**1**	**2**	**2**	**3**	**4**	**2**	**2**	**1**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**2**	**9**	**0,463**	**0,333**	**0**
H71	**2**	**3**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**2**	**1**	**2**	**2**	**3**	**4**	**2**	**2**	**2**	**3**	**2**	**1**	**3**	**1**	**1**	**9**	**0,019**	**0**	**0**
H75	**9**	**2**	**2**	**1**	**2**	**1**	**2**	**2**	**2**	**2**	**1**	**3**	**3**	**2**	**2**	**4**	**3**	**1**	**4**	**2**	**2**	**3**	**9**	**0**	**0,576**	**0**

Tabla 2. Lista de haplotipos baleares y frecuencia relativa en cada especie (QI=*Q. ilex*, QC=*Q. coccifera* y QS=*Q. suber*). En negrita se muestran los haplotipos exclusivos en las Baleares.
Table 2. *List of balearic haplotypes and relative frequency in each species (QI=Q. ilex, QC=Q. coccifera y QS=Q. suber). Exclusive haplotypes from the Balearics are noted in bold.*

posterior corte mediante enzimas de restricción. Posteriormente, las diferencias en la longitud de los fragmentos se visualizan mediante electroforesis, detectando así polimorfismos entre los distintos individuos. Se han utilizado cinco pares de cebadores universales (DT, CD, AS, SR y TF) (Grivet *et al.*, 2001; Dumolin-Lapègue *et al.*, 1997a; Demesure *et al.*, 1995; Taberlet *et al.*, 1991), que amplifican cinco fragmentos de ADN de cloroplasto. Cada fragmento se ha cortado con una enzima de restricción (DT-Taq I, CD-Taq I, AS-Hinf I, SR-Hinf I y TF-Hinf I). Las condiciones de PCR y electroforesis son estándar y están descritas en Jiménez *et al.* (2004). La interpretación de los patrones de bandas obtenidos por electroforesis se realizó conforme a Dumolin-Lapègue *et al.* (1997b) y Petit *et al.* (1997): cada fragmento de restricción polimórfico se considera un carácter y cada estado se codifica en función del diferente tamaño de cada banda. El haplotipo de cada individuo se obtiene como una combinación de las variantes presentes en cada fragmento de restricción.

Se utilizó el paquete Ape 1.0 del programa R (Paradis *et al.*, 2003) para calcular las diferencias entre haplotipos y para construir una red de mínima diferenciación ("minimum spanning network") a partir de estas distancias, que constituye una alternativa a un árbol de parsimonia y que refleja mejor las relaciones entre haplotipos (Excoffier y Smouse, 1994). En este tipo de red, los haplotipos constituyen los nodos

	h_S (s.e.)	h_T (s.e.)	G_{ST} (s.e.)
Q. suber	0.067 ± (0.0670)	0.861 ± (0.0664)	0.922 ± (0.0744)
Q. ilex	0.303 ± (0.0600)	0.705 ± (0.0477)	0.569 ± (0.0743)
Q. coccifera	0.000 ± (0.0000)	0.667 ± (0.1394)	1.000 ± (nc)

Tabla 3. Parámetros de diversidad haplotípica (h_S=diversidad intrapoblacional, h_T=diversidad total, G_{ST}=coeficiente de diferenciación entre poblaciones) y errores estándar (s.e.) (Pons y Petit, 1996) para cada especie en las Islas Baleares.
Table 3. *Haplotypic diversity parameters (h_S=within population diversity, h_T= total diversity, G_{ST}=coefficient of differentiation between populations) and standard errors (s.e.) (Pons & Petit, 1996) for each species in the Balearic Islands.*

internos, mientras que la longitud de las ramas es proporcional al número de mutaciones que los separan (Prim, 1957). Se calcularon los parámetros de diversidad para alelos no ordenados (h_S=diversidad intrapoblacional, h_T=diversidad total y G_{ST}=coeficiente de diferenciación entre poblaciones) según Pons y Petit (1996) mediante el programa HAPLODIV.

Mediante el uso del algoritmo SAMOVA (Dupanloup *et al.*, 2002) se estableció la comparación de las poblaciones baleares de cada especie con las de áreas de su entorno (Sureste peninsular, Cataluña, Provenza, Córcega, Cerdeña, Norte de África, Sicilia, Malta e Italia). Este algoritmo permite la obtención de grupos anidados de poblaciones en función de su similitud genética y de su proximidad geográfica, y se ha utilizado para establecer hipótesis sobre el origen de las poblaciones de *Quercus* esclerófilos en las Baleares (López de Heredia *et al.*, 2005)

Dentro de las Baleares, para visualizar la distribución espacial de la diversidad entre islas, se elaboraron los mapas de haplotipos de cada especie. Mediante un análisis molecular de la varianza (AMOVA) efectuado con el programa Arlequín v. 2.000 (Schneider *et al.*, 2000) se estudió el grado de estructuración geográfica de la diversidad para cada una de las especies., Para comprobar las relaciones entre las poblaciones de cada especie de las tres islas, se obtuvieron los coeficientes de diferenciación (F_{CT}) dos a dos entre las mismas.

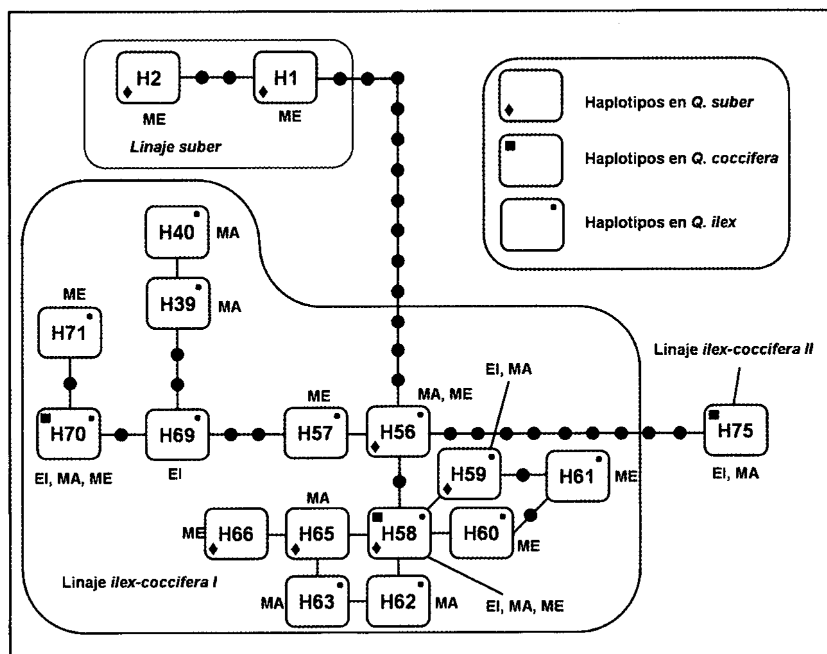


Fig. 1. Red de mínima diferenciación ("minimum spanning network") entre haplotipos. Los números indican los haplotipos encontrados, mientras que los puntos negros se corresponden con haplotipos perdidos o no muestreados. Las líneas entre haplotipos se corresponden con las mutaciones entre los mismos. Se indica la presencia de los haplotipos en cada especie e isla. EI=Eivissa, MA=Mallorca, ME=Menorca.

***Fig. 1.** Minimum spanning network between haplotypes. Numbers are indicative of the haplotypes that were found, while black dots are missing or unsampled haplotypes. Lines between haplotypes are the number of mutations between them. The presence of the haplotypes in each species and island is indicated. EI=Eivissa, MA=Mallorca, ME=Menorca.*

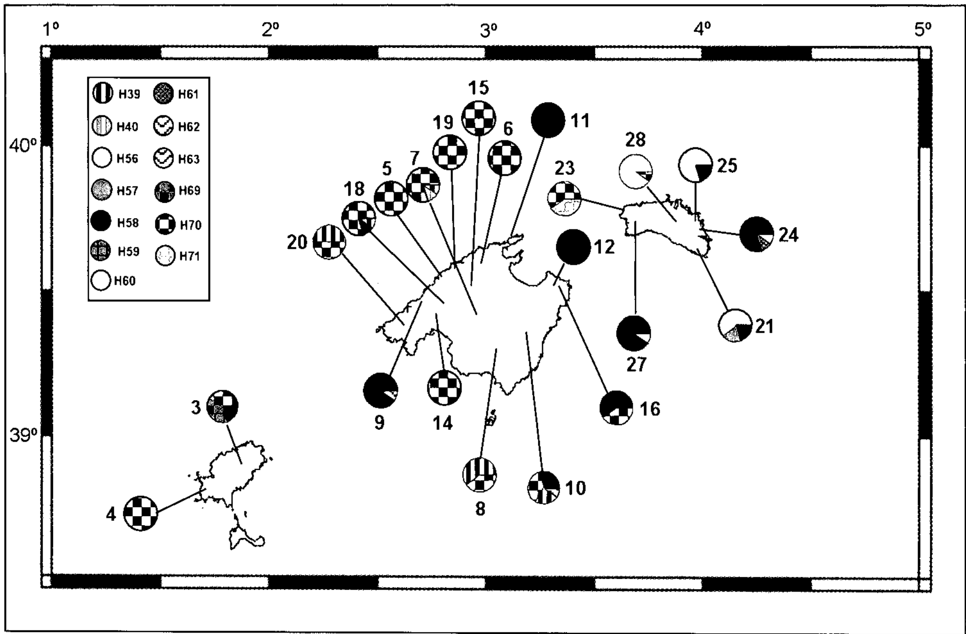


Fig. 2a. Mapa de haplotipos de *Q. ilex* en Baleares. Los números indican el código de cada población según la Tabla 1.
Fig. 2a. *Haplotype map of* Q. ilex *in the Balearics. Numbers indicate the code of each population as in Table 1.*

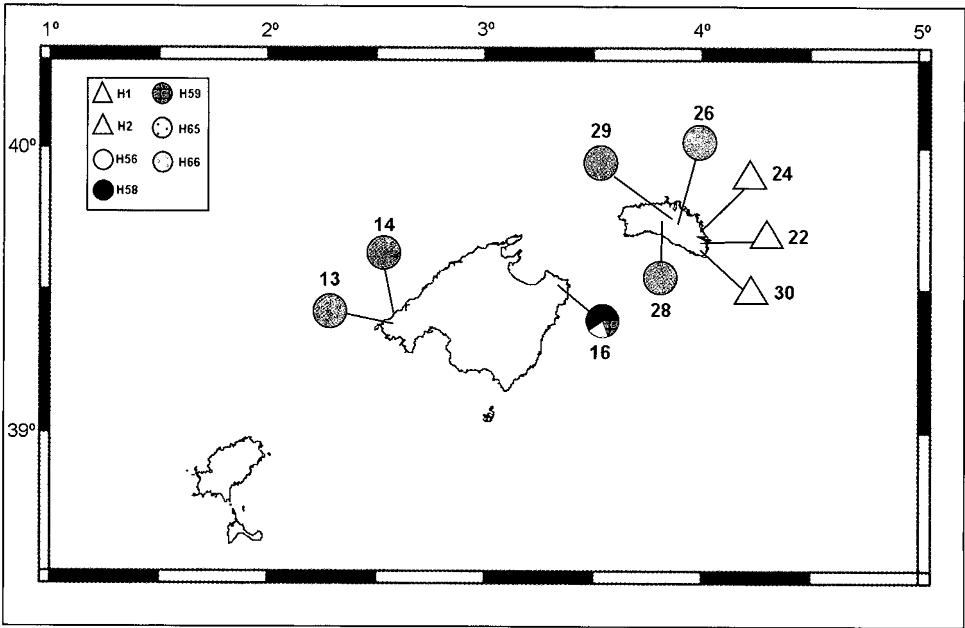


Fig. 2b. Mapa de haplotipos de *Q. suber* en Baleares. Los números indican el código de cada población según la Tabla 1.
Fig. 2b. *Haplotype map of* Q. suber *in the Balearics. Numbers indicate the code of each population as in Table 1.*

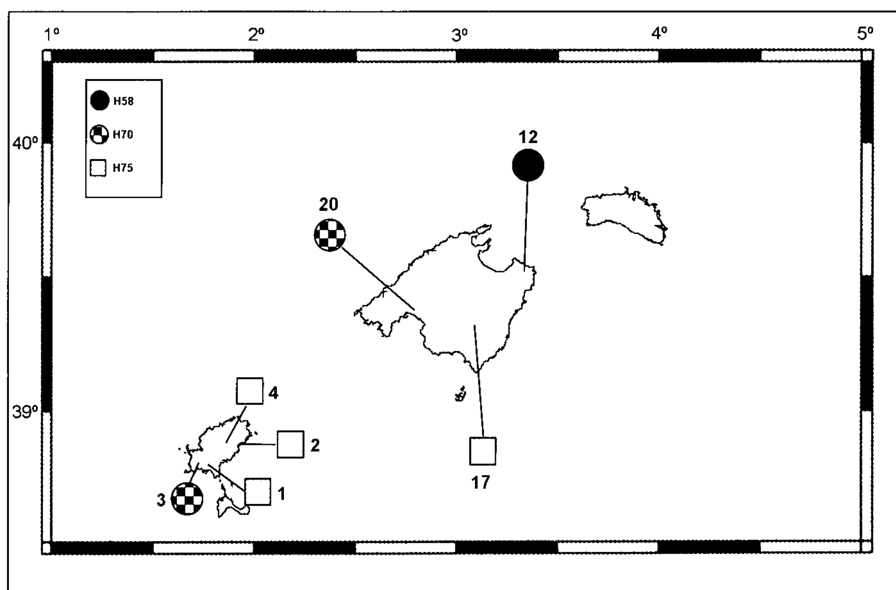


Fig. 2c. Mapa de haplotipos de *Q. coccifera* en Baleares. Los números indican el código de cada población según la Tabla 1.
Fig. 2c. *Haplotype map of* Q. coccifera *in the Balearics. Numbers indicate the code of each population as in Table 1.*

Complementariamente, se utilizó el algoritmo de máxima diferencia de Monmonier (1973) para buscar barreras que indiquen grupos homogéneos de poblaciones. Para ello se utilizó el programa Barrier v2.2 (Manni y Guerard, 2004). Este programa permite el cálculo de barreras con una aproximación geométrica aplicando dicho algoritmo a una matriz de distancias. La principal ventaja del algoritmo de Monmonier es que permite comprobar la consistencia de las barreras utilizando un número determinado (usualmente 100) de matrices de distancias generadas por una técnica de muestreo con reemplazamiento ("bootstrap"). En nuestro caso, hemos utilizado el programa MICROSAT v. 1.5b (Minch *et al.*, 1996) para generar 100 matrices de distancias de Nei (1978). Las barreras se han calculado para cada especie por separado.

Se calcularon las frecuencias de los haplotipos para cada subespecie de encina (subsp. *ilex* y subsp. *ballota*), así como para los individuos catalogados como "intermedios" de entre las 215 encinas identificadas. De este modo, se evaluó la existencia de algún tipo de asociación entre haplotipos y subespecies, contrastándola con la frecuencia de cada subespecie en cada isla.

Resultados

La lista de los 18 haplotipos presentes en Baleares y su frecuencia relativa en cada especie se muestra en la Tabla 2. Estos haplotipos constituyen un subconjunto del total de haplotipos definidos para las tres especies en el conjunto del Mediterráneo Occidental (Jiménez *et al.*, 2004). A partir de las diferencias entre haplotipos, se ha generado la red de mínima diferenciación entre haplotipos para las tres especies (Fig. 1). Los tres linajes descritos por Jiménez *et al.* (2004) (*ilex-coccifera I*, *ilex-coccifera II* y *suber*) están presentes en las islas. De los 18 haplotipos presentes en las islas, 13 son exclusivos de las Baleares. En cuanto a su distribución por especies, 13 haplotipos son exclusivos de encina, 7 de alcornoque y 3 de coscoja. El haplotipo H58 es el único compartido por las tres especies. Mientras, hay otros haplotipos compartidos por dos especies: H56, H59 (encina

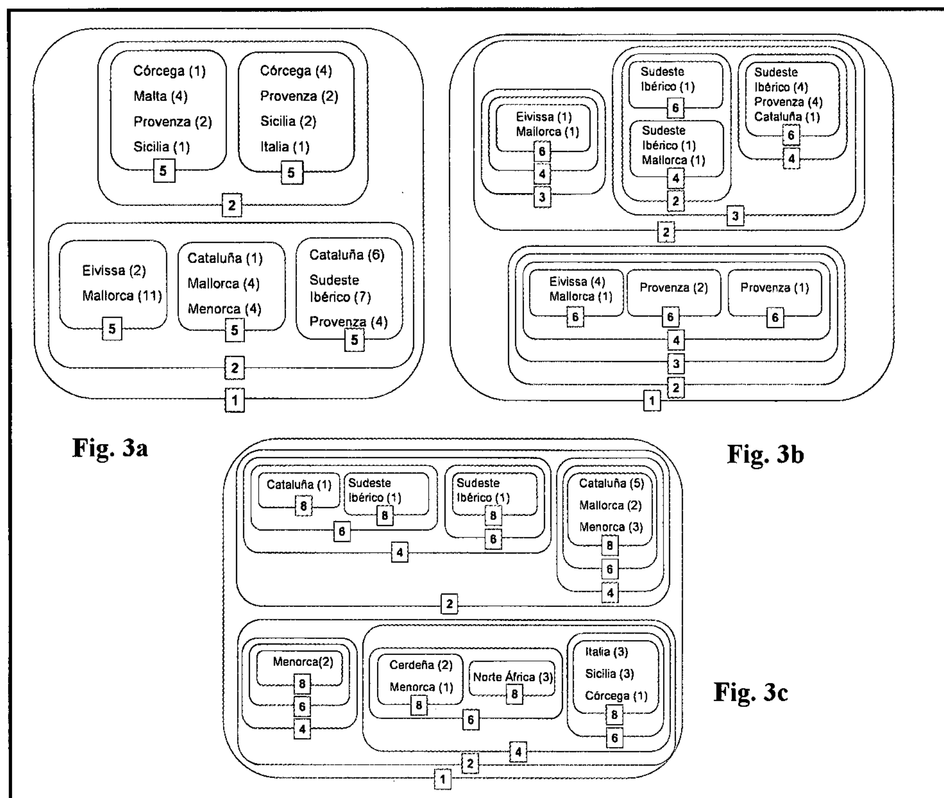


Fig. 3. Grupos derivados del SAMOVA en *Q. ilex* (3a), *Q. coccifera* (3b) y *Q. suber* (3c). Entre paréntesis se muestra el número de poblaciones en cada región. Los diferentes niveles del SAMOVA se indican por las curvas de nivel, numeradas en función del número predefinido de grupos que se querían obtener. Se han descartado los grupos no informativos (aquellos que desaparecen al añadir un nuevo nivel de separación).

Fig. 3. *SAMOVA derived groups in* Q. ilex *(3a),* Q. coccifera *(3b) and* Q. suber *(3c). Within brackets number of populations in each region is indicated. The different levels of SAMOVA are indicated by contour lines, that are numbered according to the predefined number of clusters willing to obtain. Inconsistent groupings (those which dissappear when adding a new level of separation) were discounted.*

y alcornoque) y H70 (encina y coscoja). La distribución de los haplotipos en las islas se puede ver en las Fig. 2a, 2b y 2c.

La encina presenta únicamente haplotipos del linaje *ilex-coccifera I*. El haplotipo exclusivo más extendido es el H70, sobre todo en la Sierra de la Tramuntana mallorquina, aunque también está presente en menor frecuencia en Eivissa y en la zona occidental de Menorca. Por su parte, el haplotipo H58, que es común en la Península Ibérica (López de Heredia *et al.*, 2005) se presenta con mayor frecuencia en las zonas bajas de Mallorca y Menorca. Un haplotipo cercano al H58, aunque exclusivo de Baleares (H56), es el dominante en la zona oriental de Menorca. Con menor frecuencia, y sobre todo en la parte sur de Mallorca, aparece otro haplotipo peninsular, H39.

Para el alcornoque, es destacable la presencia del linaje *suber* en la zona oriental de Menorca, con representantes de los haplotipos H1 (zonas atlánticas de Iberia y Marruecos) y H2 (Cerdeña). Por su parte, las poblaciones del centro de Menorca presentan el haplotipo H66 (linaje *ilex-coccifera I*), que es muy común en los alcornocales catalanes. En Mallorca el alcornoque presenta un tamaño efectivo poblacional muy reducido, y hay diferencias entre las poblaciones occidentales (H65, exclusivo de Baleares) y la población oriental, que presenta

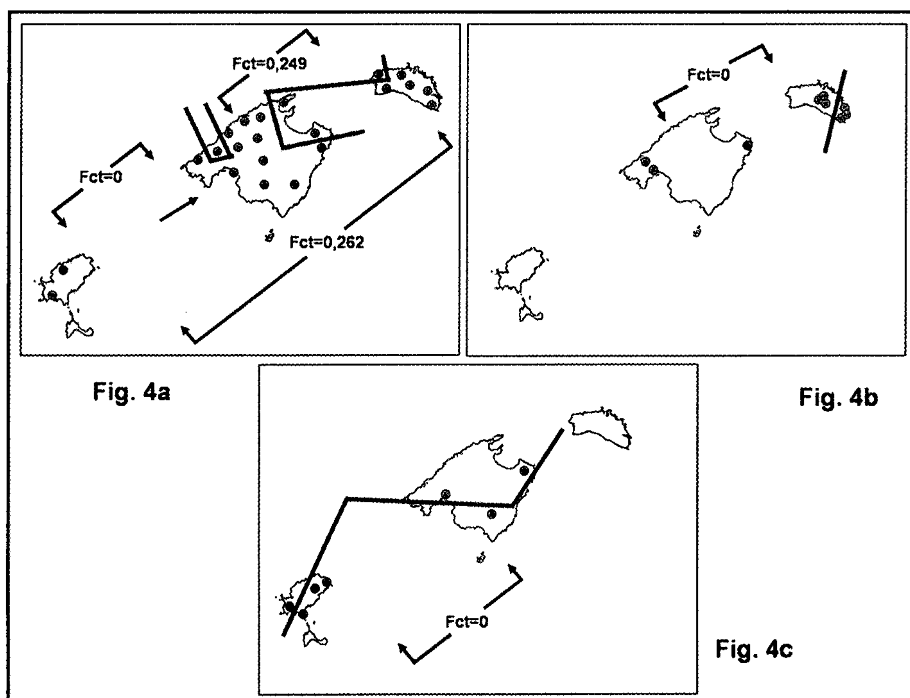


Fig. 4. Valores de los coeficientes de diferenciación entre pares de islas (F_{CT}) y barreras genéticas generadas con el algoritmo de Monmonier para las poblaciones baleares de encina (3a), alcornoque (3b) y coscoja (3c). Sólo se muestran las barreras con un valor de "bootstrap" del 100%.

***Fig. 4.** Values of the coefficient of differentiation between pairs of islands (F_{CT}) and genetic barriers generated by Monmonier algorithm for the balearic population of* Q. ilex *(3a),* Q. suber *(3b) and* Q. coccifera *(3c). Only those barriers with a bootstrap value of 100% are shown.*

tres haplotipos (H56, y H59, exclusivos de Baleares; y H58, muy extendido en la Península), más alejados de estos otros. En el caso de la coscoja, la dominancia del linaje *ilex-coccifera II* (H75, exclusivo de las coscojas baleares) es casi total, excepto en tres poblaciones de Eivissa y Menorca, donde parece existir introgresión con la encina, y aparecen los haplotipos H58 y H70.

Los resultados del SAMOVA (Fig. 3) agrupan zonas geográficas diferentes para cada especie (López de Heredia *et al.*, 2005). Los diferentes niveles del SAMOVA se indican por las curvas de nivel, numeradas en función del número predefinido de grupos que se querían obtener. No se han representado los grupos no informativos, es decir, aquellos que desaparecen al añadir un nuevo nivel de separación. El primer nivel de divergencia muestra claramente dos grupos de poblaciones asociados con el linaje predominante en cada una de las tres especies. Los niveles subsiguientes muestran las diferentes afinidades entre regiones. Mientras que la encina (3a) tiene una clara filiación catalano-levantina, coscoja (3b) y alcornoque (3c) están divididos por la presencia de poblaciones relacionadas con las del este peninsular y otras con las de islas mediterráneas como Córcega y Cerdeña o la zona oriental de Provenza, fruto de la presencia de dos linajes en cada especie.

En cuanto a la diversidad en las Baleares, la Tabla 3 muestra los parámetros de diversidad haplotípica (Pons y Petit, 1996) para cada una de las especies. Como datos más relevantes hay que señalar la mayor diversidad intrapoblacional de la encina (h_S=0.303) frente a la la

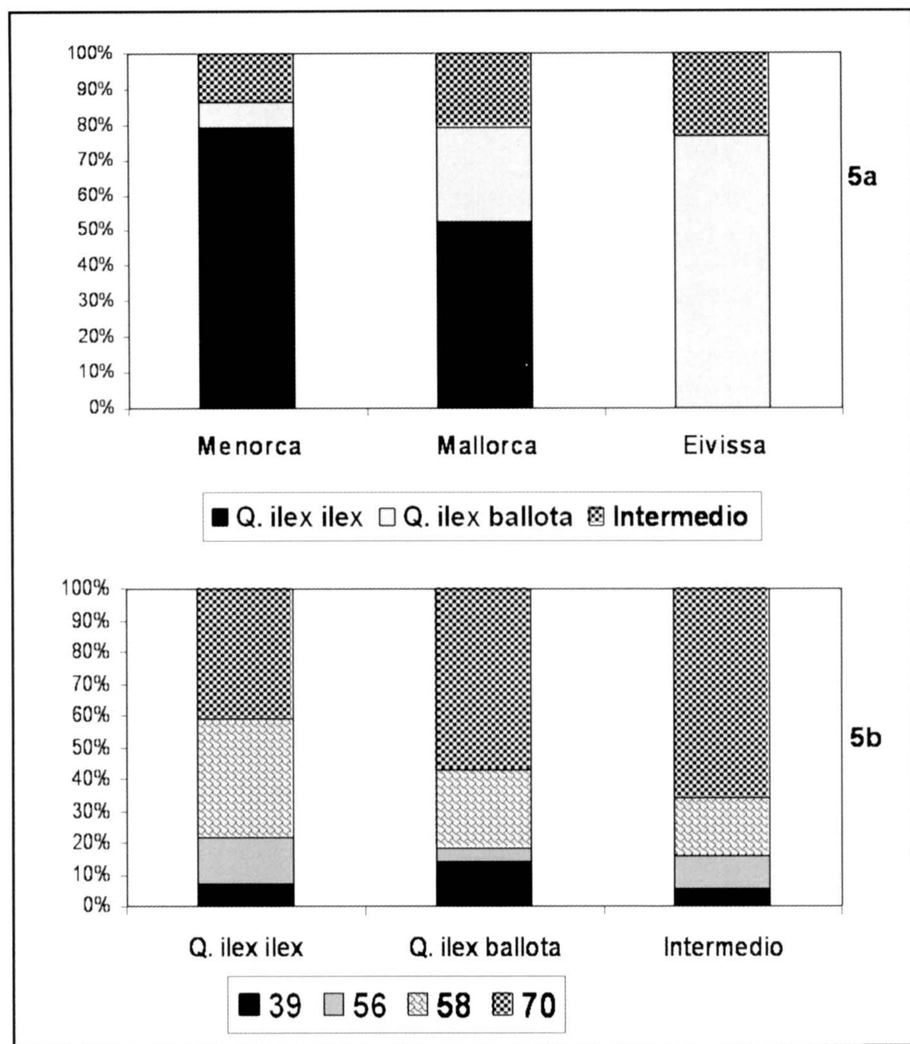


Fig. 5. Frecuencias relativas de *Q. ilex* subsp. *ilex* y *Q. ilex* subsp. *ballota* en cada isla (5a) y frecuencia relativa de los haplotipos más extendidos (H39, H56, H58 y H70) en cada subespecie (5b).
Fig. 5. *Relative frequencies of* Q. ilex *subsp.* ilex *y* Q. ilex *subsp.* ballota *in each island (5a) and relative frequency of the most spread haplotypes (H39, H56, H58 y H70) in each subespecies (5b).*

más reducida en el alcornoque (h_S=0.067, sólo una población –Sant Jordi- presenta más de un haplotipo) y a la nula observada en la coscoja (h_S=0, sólo un haplotipo por población). Por el contrario, la diversidad total en el alcornoque (h_T=0.861) es superior a la de la encina (h_T=0.705) y la coscoja (h_T=0.667), fruto de la presencia de los dos linajes. El relativamente bajo coeficiente de diferenciación entre poblaciones en encina (G_{ST}=0.569), frente a alcornoque (G_{ST}=0.922) y coscoja (G_{ST}=1), indica que hay una menor estructuración geográfica de las poblaciones de la primera, a consecuencia de la existencia de varios haplotipos en cada población.

Las Fig. 4a, 4b y 4c muestran las barreras obtenidas con el algoritmo de Monmonier y

los valores de F_{CT} (coeficientes de diferenciación) entre pares de islas para cada especie. Frente a lo que cabría esperar en un escenario de aislamiento por distancia, las barreras genéticas entre poblaciones no se corresponden con las barreras físicas más evidentes (brazos de mar, entre islas) sino que se generan dentro de las islas. De hecho, excepto en el caso de las encinas menorquinas (Fig. 3a), que presentan valores de F_{CT} en torno al 25 % frente a las poblaciones mallorquinas e ibicencas, no hay valores positivos de este parámetro entre islas para las poblaciones de ninguna de las tres especies. En el caso del alcornoque (Fig. 3b), la barrera genética divide las poblaciones de Menorca oriental (linaje *suber*) frente a las de Menorca central y Mallorca (linaje *ilex-coccifera I*). Por su parte, la barrera genética en la coscoja se limita a diferenciar las poblaciones de los linajes *ilex-coccifera I* y *II*, y aparentemente carece de una significación biogeográfica.

La Fig. 5 muestra las frecuencias de distribución de las dos subespecies de encina (subsp. *ilex* y subsp. *ballota*) por islas (5a) y las de los haplotipos más frecuentes (H39, H56, H58 y H70) en cada una de las subespecies (5b). En la Fig. 5a se aprecia claramente cómo la subespecie *ilex* es mayoritaria en Menorca pero está ausente en Eivissa, donde domina la subespecie *ballota*. Por su parte, en Mallorca ambas presentan unas frecuencias similares. En cuanto a la asociación con la estructura de la diversidad de ADN cloroplástico, ningún haplotipo se puede asociar de manera inequívoca a una u otra subespecie (Fig. 5b).

Discusión

a) Filogeografía de las especies esclerófilas del género *Quercus* en las Islas Baleares

Las poblaciones baleares de las tres especies estudiadas presentan una diversa composición del ADN de cloroplasto (tres linajes), diferentes niveles de diversidad inter- e intrapoblacional y distinta estructuración geográfica para cada taxón. Así, se ha determinado que sus diferentes afinidades con las poblaciones del entorno son el resultado de eventos de vicarianza y dispersión a larga distancia (López de Heredia *et al.*, 2005).

La composición de los encinares baleares presenta afinidades con los de las áreas catalana y valenciana, con la presencia de las dos subespecies de encina (*Q. ilex* subsp. *ilex* y *Q. ilex* subsp. *ballota*). Las dos subespecies muestran una clara estructura geográfica por islas, con la presencia de la subespecie *ballota* en las áreas más áridas y de la subespecie *ilex* en las áreas más húmedas (Menorca). No existe, por el contrario, ninguna asociación con los haplotipos. Esto era esperable debido a la naturaleza del ADN del cloroplasto, que frecuentemente se comparte entre unidades taxonómicas superiores (especies) al heredarse por vía materna sin recombinación. Atendiendo únicamente a su composición haplotípica, parece congruente un avance terciario de las poblaciones desde el Norte de África hacia la Península Ibérica, y de aquí hasta las Islas Baleares (Lumaret *et al.*, 2002; López de Heredia *et al.*, 2005). Hay que recordar que las Islas Baleares se separaron definitivamente de la Península Ibérica en el periodo Plioceno (5.3-1.6 Ma) (Colom, 1978), coincidiendo con las alteraciones climáticas que propiciaron una expansión del bosque esclerófilo en el área mediterránea (Suc, 1984; Fauquette, 1999).

Por el contrario, la mezcla de linajes y el efecto de la introgresión oscurece la interpretación del origen de alcornoque y coscoja en las Baleares. La presencia del linaje de distribución oriental *ilex-coccifera II* en los coscojares baleares (H75), junto con la presencia aislada de otros haplotipos del mismo linaje en algunas poblaciones del sureste peninsular (Sierra de Baza), indica que este linaje estuvo más ampliamente distribuido en el pasado (actualmente se ve restringido a áreas al este del Valle del Ródano y a algunas islas Mediterráneas). El origen de los coscojares baleares sería, por tanto, peninsular. Si tenemos en cuenta que la separación definitiva de Eivissa tuvo lugar a comienzos del Plioceno, la presencia del linaje *ilex-coccifera II* en la isla debe ser aún más antigua. Por otro lado, la presencia del linaje *ilex-coccifera I* en poblaciones de coscoja sería el producto de fenómenos de introgresión y captura

del cloroplasto con poblaciones simpátricas de encina.

Por su parte, el reducido número de alcornoques en las Baleares (apenas si superan el centenar de árboles), no es óbice para que las poblaciones presenten un complejo patrón de variación, con presencia de elementos catalano-levantinos (linaje *ilex-coccifera I* en la parte central de Menorca y en Mallorca) y tirrénicos (linaje *suber* en la parte oriental de Menorca). De hecho, la presencia del haplotipo exclusivo H65 en Mallorca, que no aparecen en poblaciones de encina balear, indica que los eventos de introgresión con la misma han sido antiguos, y apuntan a un origen similar al de las encinas baleares (catalán y valenciano). Por otro lado, la presencia de elementos tirrénicos en el Este de Menorca puede ser producto de migraciones desde Cerdeña durante la desecación del Mediterráneo en el periodo Mesiniense (5.59-5.33 Ma) sin descartar la introducción de este linaje por parte del ser humano (López de Heredia *et al.*, 2005). No obstante, el análisis mediante la secuenciación de ITSs de ADN ribosomal nuclear en el alcornoque de Alfavaret, ha revelado la presencia de una inserción que es compartida con el resto de los *Quercus* mediterráneos y que está ausente en prácticamente el resto del área de la distribución del alcornoque (incluida Cerdeña) (R. Bellarosa, com. personal). Este rasgo apunta a una presencia muy antigua de este linaje en los alcornoques de Menorca, que se convertiría en una zona de contacto entre linajes, frente a una hipótesis de introducción humana.

b) Singularidad de las poblaciones baleares

La compleja historia evolutiva y el múltiple origen de las especies esclerófilas de *Quercus* en las Baleares, unido al aislamiento de las poblaciones ha propiciado la singularidad de las mismas desde el punto de vista de su diversidad genética. El ADN de cloroplasto en las poblaciones baleares de encina, coscoja y alcornoque ha mostrado una diversidad muy elevada, que sitúa a las Islas Baleares como una zona de confluencia entre los tres linajes detectados para en el Mediterráneo Occidental (Jiménez *et al.*, 2004). Así, se podría identificar el archipiélago balear como una zona híbrida para el complejo de los *Quercus* esclerófilos. Estas zonas se definen como regiones localizadas en la que poblaciones genéticamente distintas contactan, se cruzan y producen híbridos (Barton y Hewitt, 1989). El hecho de que esta zona híbrida se produzca en islas y de que presente numerosos haplotipos exclusivos, incrementa la singularidad de sus poblaciones. Los dos criterios principales para evaluar esta singularidad son, por un lado, los elevados niveles de diversidad genética intrapoblacional, y por otro, la presencia de haplotipos exclusivos.

En lo que se refiere a la encina hay que señalar que frente a la dominancia del haplotipo H70 en la Tramuntana mallorquina y del H56 en Menorca, resulta llamativa la elevada diversidad existente en algunos encinares del sur de Mallorca (Felanitx) y de Eivissa (Santa Gertrudis). Estas zonas constituyen las áreas más favorables para el desarrollo de encinares, al presentar suelos profundos que mantienen una humedad edáfica relevante durante el periodo estival, aminorando los efectos de la sequía, pero que han sido las áreas tradicionalmente más alteradas por la acción deforestadora del ser humano. En efecto, la presencia de hasta cuatro haplotipos diferentes, algunos sólo presentes en estas poblaciones, apoya las tesis de que estas masas fragmentadas de pequeño tamaño poblacional serían los restos de unos encinares de mayor distribución en épocas pasadas, y que vieron disminuida su extensión tras siglos de repetida presión antrópica (Rivas-Martínez y Costa, 1987; Rivas-Martínez *et al.*, 1992), al mismo tiempo que mantenían gran parte de su diversidad intrapoblacional.

Este mismo patrón se repite en el alcornocal de Sant Jordi, con la presencia de tres haplotipos, dos de ellos exclusivos de las Baleares (H56 y H59). Tradicionalmente se ha puesto en duda la naturalidad del alcornoque en Mallorca. Aunque la introducción humana no puede ser descartada (Bonner, 1977), en muchas ocasiones se admiten sin discusión opiniones e interpretaciones. En el caso concreto del alcornocal de Sant Jordi, se acepta como evidencia que sus actuales propietarios señalen que procediera de una plantación efectuada

hace aproximadamente un siglo, pero no se aporta ningún dato objetivo. La presencia de los haplotipos exclusivos H56, H59 (Sant Jordi) y H65 en las poblaciones occidentales de Mallorca (Puigpunyent y Sa Campaneta), puede ser un indicio de la presencia natural del alcornoque en la isla. Dada la baja tasa de mutación del ADN de cloroplasto, resulta difícil que se hubieran producido tres mutaciones independientes en a lo sumo una generación. Además, estos haplotipos no se han encontrado en ninguna otra población analizada en Menorca o en las zonas continentales. Parece más difícil aceptar que el alcornocal original hubiera desaparecido, pues supondría la introducción desde una masa residual como la actual, lo que no parece procedente bajo los criterios económicos que justificarían tal actuación y la existencia en la península de alcornocales con gran tradición corchera. La extinción local es factible en el rodal actual, pero no en un plazo de tiempo corto dada la longevidad de estas especies y su capacidad de rebrote. En cuanto a los alcornoques de Menorca, hay que destacar la singularidad del alcornoque de Alfavaret, tanto por el haplotipo que presenta (H2), como por el sustrato que ocupa (dolomías). Los haplotipos en el resto de poblaciones menorquinas son frecuentes en alcornoques de Cataluña (H66) y del área occidental de la Península Ibérica y Marruecos, aunque pueden haber interaccionado con los alcornoques tirrénicos mediante flujo polínico generando una zona híbrida para la especie.

La presencia de un haplotipo exclusivo del linaje *ilex-coccifera II* en los coscojares baleares aporta singularidad a sus poblaciones, al no estar presente en las poblaciones continentales más cercanas (Levante Ibérico). La coscoja aparece por doquier en Eivissa, pero son las poblaciones más escasas de Mallorca (Puig des Coscolls, Son Frigola y Son Vida) las que se pueden catalogar como de mayor singularidad, y por tanto las que requieren una mayor atención desde el punto de vista de su conservación.

c) Implicaciones para la conservación

Las prioridades en las estrategias de conservación deben ir orientadas al mantenimiento de las poblaciones con mayor singularidad que se definían en el apartado anterior, en particular aquellas masas fragmentadas o de reducido tamaño efectivo poblacional. Atendiendo a este criterio, la reducción en el rango actual de los alcornocales mallorquines y menorquines debe ser foco de atención, en particular aquellos que presentan haplotipos exclusivos (Puigpunyent y Sa Campaneta en Mallorca) y los de filiación tirrénica (Algarrovet, Alfavaret y Sant Isidre). En este sentido, es pertinente acometer el estudio de la regeneración y del estado sanitario de estos alcornocales para determinar la viabilidad de los mismos. Dado el reducido tamaño poblacional de los alcornocales baleares y su aislamiento, parece necesaria la reforestación con material local procedente de bellota de los árboles productores. En el caso de los alcornoques no productores como el alcornoque de Alfavaret, en el que no se ha observado producción de bellota en los últimos años y que presentan un estado decrépito, se han de aplicar medidas de conservación *ex situ* mediante la propagación vegetativa

El carácter arbustivo de la coscoja hace que frecuentemente se le conceda una menor importancia a su conservación, al contrario de lo que sucedía en el mundo antiguo, cuando tenía un aprovechamiento extensivo para la producción del kermes, un tinte natural de vasta utilización. Hay que tener en cuenta además, el papel ecológico de los coscojares, tanto desde el punto de vista de la sujeción de suelos como de su capacidad para albergar fauna silvestre (Cañellas y San Miguel, 2003). La singular composición haplotípica de los coscojares baleares debe servir para la puesta en valor de esta especie, cuyo papel es fundamental en los ecosistemas mediterráneos. Las prioridades en las estrategias de conservación deben ir enfocadas a los coscojares mallorquines, ya que en Eivissa la situación de la especie es buena.

Para la encina, en cambio, la conservación debe ser prioritaria en Eivissa, ya que en estas poblaciones es donde se encuentra una elevada diversidad (Santa Gertrudis) o un haplotipo exclusivo de las Baleares (Ses Roques Altes). Por su parte, en Menorca y la Sierra Tramuntana de Mallorca no es necesaria la adopción de

medidas con respecto a la encina, pero sí se debe prestar atención a las masas fragmentadas del sur de Mallorca, tratando de preservar su diversidad y composición haplotípica y generando una cierta continuidad para el flujo de polen a través de corredores de vegetación.

Un factor a tener en cuenta a la hora de definir zonas de especial interés para la conservación es el grado de simpatría de las poblaciones, es decir, si éstas se encuentran formando masas monoespecíficas o presentan masas mixtas con más de una especie. Esto se debe a que la introgresión, puede ser un factor que influya en el mantenimiento a largo plazo de las poblaciones, al ser posible el intercambio de genes nucleares con importancia adaptativa. Así, una política de conservación del alcornoque balear, debe ir acompañada de medidas para el mantenimiento de la diversidad de la encina en aquellas áreas donde puede existir un flujo genético relativamente intenso entre las dos especies.

En suma, las Islas Baleares se pueden considerar como un reservorio de diversidad genética para los *Quercus* esclerófilos mediterráneos, y, dada la peculiaridad de su composición genética, que revela una historia evolutiva compleja, se deben establecer políticas de conservación de cara al mantenimiento de esta diversidad.

Agradecimientos

A P. Fraga y a los Servicios y Guardería Forestal del Govern Balear, en particular a L. Núñez y C. Orellana, su colaboración en la recopilación de información y en los trabajos de campo y a evaluadores anónimos sus comentarios sobre el manuscrito. Unai López de Heredia tiene una beca F.P.U. (MEC).

Bibliografía

Affre, L., Thompson, JD. y Debussche, M. 1997. Genetic structure of continental and island populations of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* (Primulaceae). *Am. J. Bot.*, 84(4): 437-451.

Anderson, E. 1953. Introgressive hybridization. *Biol. Rev.*, 28: 280-307.

Barton, NH. y Hewitt, GM. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, 341 : 497-503.

Belahbib, N., Pemonge, MH., Ouassou, A., Sbay, H., Kremer, A. y Petit, RJ. 2001. Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related: *Quercus suber* and *Q. ilex* in Morocco. *Mol. Ecol.*, 10: 2003-2012.

Bolòs, O. y Vigo, J. 1990. *Flora dels Països Catalans. Vol. 2*. Ed. Barcino. Barcelona

Bonner, A. 1977. *Plantes de les Balears*. Editorial Moll. Palma de Mallorca.

Burger, WC. 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon*, 24: 45-50.

Cañellas, I. y San Miguel, A. 2003. *La coscoja (*Quercus coccifera *L.): Ecología, características y usos*. Monografías INIA: Forestal Nº 5. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Ministerio de Ciencia y Tecnología. 195 pp.

Colom, G. 1978. *Biogeografía de las Baleares. La formación de las islas y el origen de su flora y de su fauna*. Diputación Provincial de Baleares. Instituto de Estudios Baleáricos. CSIC. 515 pp.

Contandriopoulos, J. y Cardona, MA. 1984. Original character of the endemic flora in the Balearic islands. *Bot. Helv.*, 94: 101-132

Demesure, B., Sodzi, N. y Petit, RJ. 1995. A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Mol. Ecol.*, 4: 129-131.

Dumolin-Lapegue, S., Pemonge, MH. y Petit, RJ. 1997a. An enlarged set of consensus primers for the study of organelle DNA in plants. *Mol. Ecol.*, 6: 393-397.

Dumolin-Lapègue, S., Demesure, B., Le Corre, V., Fineschi, S. y Petit, RJ. 1997b. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics*, 146: 1475-1487.

Dupanloup, I., Schneider, S. y Excoffier, L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol.*, 11: 2571-2581.

Excoffier, L. y Smouse, PE. 1994. Using allele frequencies and geographic subdivision to reconstruct gene trees within a species: molecular variance parsimony. *Genetics*, 136: 343-359.

Fauquette, S., Suc, JP., Guiot, J., Diniz, F., Feddi, N., Zheng, Z., Bessais, E. y Drivaliari, A. 1999. Climate and biomes in the West

Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeogr. Palaeocl.*, 152: 15-36.

Ferris C., Oliver RP., Davy A.J. y Hewitt G.M. 1993. Native oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Mol. Ecol.,* 2: 337-344.

Franco, J. 1990. *Quercus. In:* Castroviejo, S., Lainz, M., López-González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva J. y Villar, L. (eds.) Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. II: 15-36. CSIC, Madrid.

Gil, L., Manuel, C. y Díaz-Fernández, P. 2003. *La transformación histórica del paisaje forestal en las Islas Baleares.* Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 253 pp.

Grant, V. 1981. *Plant Speciation.* Columbia University Press, New York.

Grivet, D., Heinze, B., Vendramin, GG. y Petit, RJ. 2001. Genome walking with consensus primers: Application to the Large Single Copy region of chloroplast DNA. *Mol. Ecol. Notes* 1: 345-349.

Guerau, C. y Torres, N. 1981. *Nova aportació al coneixement de les plantes d'Eivissa i Formentera.* Institut d'Estudis Eivissencs. Eivissa.

Jiménez, P., López de Heredia, U., Collada, C., Lorenzo, Z. y Gil, L. 2004. High variability of chloroplast DNA in three Mediterranean evergreen oaks indicates complex evolutionary history. *Heredity,* 93: 510-515.

ICONA. 1992. *Segundo Inventario Forestal Nacional, 1987-1995. Islas Baleares. Baleares.* Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación-ICONA, Madrid, 137 pp + mapas.

López de Heredia, U., Jiménez, P., Díaz-Fernández, P. y Gil, L. 2005. The Balearic Islands: a reservoir of cpDNA genetic variation for evergreen oaks. *J. Biogeog.*, 32: 939-949.

López González, G. 1982. *La guía Incafo de los árboles y arbustos de la Península Ibérica.* Incafo, Madrid. 866 pp.

López González, G. 2002. *Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares.* Ediciones Mundi Prensa, Madrid.

Lumaret, R., Mir, C., Michaud, H. y Raynal, V. 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Mol. Ecol.* 11: 2327-2336.

Manni, F. y Guérard, E. 2004. *Barrier vs. 2.2. Manual of the user.* Population genetics team, Museum of Mankind (Musée de l'Homme), Paris [Publicación distribuida por los autores].

Martín, S., Díaz-Fernández, P.M., de Miguel y del Angel, J. (eds.). 1998. *Regiones de Procedencia de las especies forestales españolas. Géneros* Abies, Fagus, Pinus *y* Quercus. Servicio de Material Genético. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. 22 pp+ mapas.

Médail, F. y Quézel, P. 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.* 13 : 1510-1513.

Minch, E., Ruiz-Linares, A., Goldstein, D., Feldman, M. y Cavalli-Sforza, LL. 1996. MICROSAT (v 1.5b). A computer program for calculating various statistics on microsatellite allele data. http:// hpgl.stanford.edu/projects/microsat/.

Monmonier, M. 1973. Maximum-difference barriers: An alternative numerical regionalization method. *Geogr. Anal.* 3:245–261.

Monserrat, P. 1972. La présence du chêne-liège è Minorque. *Rapp. Comm. Int. Mer Méd.* 20 : 545-548.

Myers, N., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature,* 403: 853-858.

Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics,* 89: 583-590.

Palme, AE., Wu, Q., Palsson, S. y Lascoux, M. 2004. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Mol. Ecol.*, 13: 167-178.

Paradis, E., Strimmer, K., Claude, J., Noel, Y. y Bolker, B. 2003. Analysis of Phylogenetics and Evolution. URL http://www.R-Project.org.

Petit, R.J., Pineau, E., Demesure, B., Bacilieri, R., Ducousso, A., Kremer, A. 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 9996-10001.

Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordács, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, JD., Dumolin-Lapègue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., König, AO., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Mátyás, G., Munro, R.C., Olalde, M., Pemonge, M.H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Taurchini, D., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B. y Kremer, A. 2002. Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecol. Manag.*, 156: 5-26.

Pons O. y Petit R.J. 1996. Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics,* 144: 1237-1245.

Prim, RC. 1957. Shortest connection networks and some generalizations. *Bell Sys. Tech. Jour.,* 36: 1389-1401.

Rivas-Martínez, S. y Costa, M. 1987. *España insular I: Las Baleares.* En Peinado Lorca, M. y Rivas-Martínez, S. (eds): *La vegetación de España.* Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares: 487-513.

Rivas-Martínez, S., Costa, M., Soriano, P., Pérez, R., Llorens, L. y Roselló, J.A. 1992. Datos sobre el paisaje vegetal de Mallorca e Ibiza (Islas Baleares, España). *Itinera Geobotanica,* 6: 5-98.

Roselló, J.A., Cebrián, M.C. y Mayol, M. 2002. Testing taxonomic and biogeographical relationships in a narrow Mediterranean endemic complex (*Hippocrepis balearica*) using RAPD markers. *Ann. Bot. London,* 89: 321-327.

Ruiz de la Torre, J. 1995. IV- Vegetación *In:* Ruiz de la Torre, J. (dir.): *Mapa forestal de España. Memoria de la Hoja 9-8. Ibiza*: 55-82. Dirección General de Conservación de la Naturaleza

Sáez, L., Alomar, G., Fraga, P., Mayol, M. y Torres, N. 1997. *Delimitació de les masses de coscoll* (Quercus coccifera *L.), roure (*Quercus cerrioides *Willk. & Costa) i surera (*Quercus suber *L.) a les Illes Balears.* Servei de Biodiversitat, Conselleria de Medi Ambient, Ordenació del Territori i Litoral. Govern Balear.

Schneider, S., Roessli, D. y Excoffier, L. 2000. *Arlequin ver. 2.000: A software for population genetic data analysis.* Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

Schwarz, O. 1964. *Quercus.* In: Tutin, T.G., Heywood, V.H., burges, W.A., Valutine, D.H. Walters, S.M. Webb, D.A. (eds.) Flora Europaea, vol 1: 61-64. Cambridge University Press, Cambridge.

Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants.* Columbia University Press, New York.

Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature,* 307: 429-432.

Taberlet, P., Gielly, L., Patou, G. y Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.,* 17: 1105-1109.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación.* Omega. Barcelona.703 pp.

Torres, N., Sáez, L., Mus, M. y Roselló, JA. 2001. The taxonomy of *Galium crespianum* JJ Rodr. (Rubiaceae), a Balearic Islands endemic revisited. *Bot. J. Linn. Soc.,* 136: 313-322.

Toumi, L. y Lumaret, R. 1998. Genetic variation at allozyme loci in cork-oak (*Quercus suber* L.): the role of phylogeography and genetic introgression by other Mediterranean oak species and human activities. *Theor. Appl. Genet.,* 97: 647-656.

Vicioso, C. 1950. *Revisión del género* Quercus *en España.* IFIE. Ministerio de Agricultura. Madrid

Whittemore, A.T., y Schaal, B.A. 1991. Interspecific gene flow in oaks. *P. Natl. Acad. Sci. USA,* 88: 2540-2544.

Ximenez de Embún, J. 1946. *Proyecto de Ordenación de los Montes "Comuna de Caimari" y Comuna de Biniamar".* Distrito Forestal de Baleares. Manuscrito mecanografiado. Archivo Servicio Forestal Illes Balears.